萵苣育種

陳農哲
亞洲蔬菜研究發展中心

前　言

萵苣學名*Lactuca sativa* L., 為菊科 (Compositae) 中最重要的蔬菜種類，富含維生素A、B、C、E、和礦物質，尤其含有萵苣素 ($C_{11}H_{14}O_4$或$C_{22}H_{36}O_7$) 有苦味，具有催眠鎮痛等醫藥效能。萵苣適於生食，所以又叫生菜，當然也適於熟食，莖葉都可食用。台灣近年來隨著消費形態的改變，西式餐飲逐漸普及，無論在西餐中或家庭用餐，萵苣在生菜中佔有重要地位，因此消費量也逐年增加。另一方面，萵苣生長快速，栽培管理省工，較少病虫害，是比較可以安心食用的蔬菜之一。萵苣莖葉形態色澤變化很大，可分為結球萵苣、葉萵苣、立生萵苣、嫩莖萵苣等，將於下節分別說明。

從栽培面積、生產量及市場價值來看，萵苣是美國最重要的生鮮蔬菜。加州與阿利桑那州是主要產地，特別是結球萵苣加州佔70% 以上的產量。根據聯合國糧農組織（FAO）的統計，1997年美國萵苣栽培面積113,000公頃，產量3,856,000公噸，主要做生菜用，每年生產的結球萵苣有兩億球以上。半結球萵苣生產以歐洲為主，主要產地在英國、荷蘭與法國。地中海地區，則以生產立生萵苣較普遍。

起　源

萵苣原產於地中海沿岸地區，最早的記載在公元4500年的古埃及的墓壁上有萵苣的植株與葉片的描繪。其細形尖狀的葉片，與目前在埃及種植的Balady相似，又稱asparagus lettuce。隨著古希臘、古羅馬文明的演化，萵苣很快的傳到西歐各地，然後於公元1494年傳至新大陸 – 美洲。16世紀在歐洲出現結球萵苣，16-17世紀則有不同顏色皺葉萵苣的記載。中國約在五世紀傳入，11世紀蘇軾「格物粗談」中已有紫色萵苣的記載。

栽培種的萵苣性喜冷涼氣候，甚可耐近凍低溫，但耐高溫的品種亦有選育。地中海地區氣候由溫和到熱，由潮濕至乾燥都有。埃及可能是萵苣的起源中心，近海岸地帶氣候較溫和，內陸則很熱，因此萵苣可能起源於近海岸地區再向南往內陸延伸，至較冷的北方，因而其適應性已起變化。在熱環境下，萵

苣對高溫的反應是加速伸長其花苔，因此促進自然選拔晚抽苔者，使其生長足夠葉片增加植株的大小。相反地在北方較冷的環境下，會促進選育需要長日照開花的現代萵苣，以避免植株在生殖時期受到凍害。

分　類

萵苣品種很多，其莖葉形色澤變化也多，最近不同種類間的雜交中間種又發現不少。台灣栽培的萵苣可分為下列四類：

一、結球萵苣(Heading lettuce)

學名*Lactuca sativa* var. *capitata* L.,此類萵苣葉片開闊，外葉開展，心葉包卷形成葉球，如同結球白菜，葉球為食用部份。依其結球的型狀，又可分為二型：

1.包被型 (Criphead lettuce或Cabbage lettuce) ：

葉球大，球葉包過球頂，很像彰浦型結球白菜的球型。葉型闊大，外葉綠色，葉緣有缺裂或波狀皺摺，葉片肥厚質脆，結球緊實，葉球白或淺黃色，適於生食。美國以這類萵苣最重要，台灣也逐漸普遍中。屬這類的品種如農友三元 (Georgia)、大將 (General)、大湖 (Great Lakes)等。

2.抱合型或半結球型 (Butterhead lettuce)：

此類萵苣的球葉不包過球頂，株形與球形較包被型小，葉面平滑嫩皺，葉色多淡綠色或綠色，質地柔軟，葉球鬆散，生長期短，適於生長期短促的寒帶地區，尤其在歐洲栽培較多，台灣則少有栽培。品種如Big Boston，White Boston，Buttercrunch等。

二、不結球萵苣或葉萵苣 (Loosehead or leaf lettuce)

學名*Lactuca sativa* var. *crisp*. L., 又稱散葉萵苣或刈葉萵苣。全株葉片散開不成球狀，台灣本地種萵仔菜即屬此類。這類萵苣台灣栽培最普遍，葉片較厚能耐雨，生長強健但較易抽苔，除適於生食及煮炒外，常用於菜餚的襯底及裝飾。葉萵苣的品種型色很多：依葉色可分為：（1）黃綠色系如農友的翠花（Grand Rapids）、Waldmann‘s Green等；（2）紫色或紅色系如Prizehead、Red Boston、New Red Fire等。依葉面平皺可分為：（1）平葉系如本地種萵仔菜；（2）皺葉系如翠花、(Grand Rapids)、Black Seeded Simpson等。依葉緣缺裂可分為：（1）全緣系如本地種萵仔菜；（2）缺裂系如Royal Oak Leaf、Salad Bowl等。（3）齒狀系如翠花（Grand Rapids）等。依葉形闊狹可分為：（1）尖葉系如本地種劍葉萵苣；（2）闊葉系如翠花（Grand Rapids）、Black Seed Simpson等。

三、立生萵苣 (Cos lettuce或Romaine lettuce)

學名*Lactuca sativa L. var. longifolia* Lam. 或*var. romana* Hort. 葉片狹長，中肋較粗，植株直立，心部葉片抱合成寬鬆的長橢圓形或長圓錐形，淺綠色質脆，外葉濃綠或淡綠色。地中海沿岸及中東地區栽培最多，生長強健快速，心葉供生食或炒煮。品種如Parris Island、Parris White等。

四、嫩莖萵苣 (Asparagus lettuce或Stem lettuce)

學名*Lactuca sativa* L. *var. asparagina* Bailey, 又稱萵仔菜心、萵苣筍，原產中國大陸，以長直粗壯的莖部為栽培目的，栽培得法莖部橫徑可達六公分，嫩葉亦可食用，但成長的葉片纖維多不適食用。

嫩莖萵苣在大陸有不同品種，台灣只有兩個品種，即農友發售的"帥透" (Celtuce) 與"陛下" (Majesty)。帥透原產中國大陸，1938年傳入美國，四年後由美國Burpee公司公開發售，1949年由郁宗雄與陳文郁從美國引入台灣，經栽培試驗成功後選出推廣的優良品種，當時又叫美國嫩莖萵苣，嫩莖萵苣適於生食涼拌、炒煮、加工醃製醬菜等。

植株性狀

萵苣為一年生到二年生植物，植株高度可達120公分，根系淺，鬚根發達。莖直立短縮，抽苔後成肉質莖，一般30-70公分，表面光滑。基部葉片成叢生狀，不分裂成逆向羽裂到羽狀中裂，短葉柄或近無柄，莖出葉互生，有披針形、橢圓形、側卵形等，色綠、黃綠、紫紅，葉面平展或皺縮，葉緣波狀或淺裂，外葉開展，心葉鬆散或抱合成葉球。繖房花序，花黃色，自花授粉，子房單果室，果實為瘦果，長紡錘形，黑褐色或灰白色，成熟時頂端具傘狀冠毛，易隨風飛散。

種間關係與親合性

萵苣屬菊科 (Compositae) 萵苣屬 (Lactuca)。萵苣屬有多少種 (Species) 因作者不同而異，Koster (1976) 謂包括300種。在這一屬染色体數2n=10，16，18，32，34，36，48等七種。在許多種中*L. sativa* L.，*L. serriola* L., *L. saligna* L., 和 *L. virosa* L. 四種是常利用於育種上，這四種都有2n＝18染色体數目。*L. sativa* 與 *L. serriola* 可以互相雜交，親緣最近，沒有親合性的問題；*L. saligna* 和 *L. virosa*的植物形態差異很大，兩者之間的雜交尚未獲得成功，這四種都屬自花授粉。*L. saligna* 若當做母本，可與 *L.* sativa 或 *L. serriola* 雜交，並可獲得可孕的雜交種。

*L. virosa*可與*L. sativa*和*L. serriola*雜交，但其雜交種子不稔。Thompson (1943) 以染色体加倍成功的獲得可稔的*L. virosa* x *L. sativa*。此外，有一群原始型(primitive forms)，如 *L. altaica, L. augustana* 與 *L. sativa* 和 *L. serriola* 很相似，這些種有進緣關係，可考慮是同一種(species)的不同型(forms)。Matsumoto (1991) 以原生質融合方法獲得 *L. sativa* x *L. virosa* 的雜交種，雜種植株生長比親本旺盛，染色体數2n=4x=36，開花正常但不稔。

花器生態與控制授粉

一、花莖之發育

萵苣的生長可分為兩個時期：首先是營養生長期，即葉簇與葉球的形成；其次是花莖 (seedstalk) 的伸長與開花。雖然花莖的形成是一不良好的栽培性狀，但是若目的是要雜交或生產種子，生態或育種上是必須的過程。

溫室栽植的結球萵苣，要促進種莖的伸長，可用促成葉片向外生長來阻礙葉球形成的過程。在田間則可讓葉球形成，再用刀砍去葉球頂部使種莖伸出來。也可將葉球去掉，留基部促使腋生莖的生長。

二、花的發育

萵苣伸長中的花莖產生一頂生頭狀花序及許多分枝形成的圓錐花序，具有許多複合花，每一頭狀花序由10-20小花與重疊的花苞形成的總苞組成。每朵小花包括有一黃色舌狀花冠包住雌雄花器，雄蕊五枚融合成筒狀為聚藥雄蕊，雌蕊位於雄蕊下面，早上花開放時花葯的花粉散落在內壁表面上。花柱頂端有兩裂片的柱頭，當花柱伸長出來時掃掠過雄蕊筒壁的花粉，因而完成自花授粉。受精後每小花著生一粒種子，大約二週內種子成熟。無限花序的複合花逐次開放，花期超過二個月。

頭狀花序於小花開花前24小時開始增大，頂環的花苞裂開，第二天早晨小花伸長展開露出雄蕊圓柱，雌蕊的花柱與柱頭經由這個圓柱顯現出來。柱頭出來後其頂端裂片分開成V狀，然後會向下彎曲，此時即表示柱頭的接受力已結束，不會再授粉。萵苣的花開放只有一次，開放過程短只有1-2小時，高溫與強光會加速開花的過程。

三、雜交授粉技術

從上面一節花器的構造生態，得知萵苣的花是絕對自交授精的，又從其開花過程來看，都須要有特殊的雜交授粉技術。特別是包圍在裡面的雄蕊圓柱是很纖弱細小又很困難除去，縱使用尖細的鑷子於早晨很早的時候，花柱伸出雄蕊頂端前可以將雄蕊圓柱去除，但是要去除數個圓柱在一朵小花內是很冗長又費時的工作。

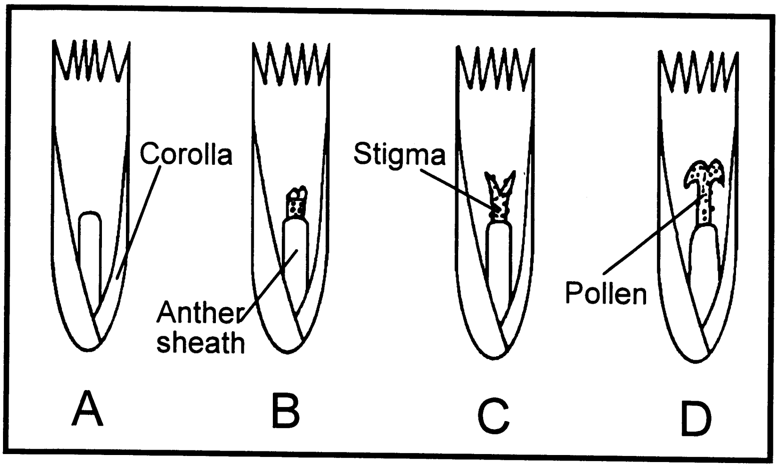

圖1. 萵苣小花的構造與開放過程

Fig 1. Structure and stages of anthesis of a lettuce floret.

(A) Early，stigma not yet emerged from anther sheath.

(B) Stigma emerging, covered with pollen.

(C) Ideal stage for pollen removal.

(D) Too late for crossing; selfing has occurred.

(After E. J. Ryder, 1986)

最常用的除雄授粉方法是Oliver(1910)的水洗除雄法，此法系用很細的水流於柱頭裂片開始分開而尚未向外卷曲前洗花。萵苣開花後有些花粉粒已發芽，但大部份可以用水洗掉。雜交授粉即用父本的花粉接觸已洗過的花。太早或太遲洗花，排除自花授粉的效果減低。既使洗花時間適當，也難免會有一些自交發生，因此最好是有方法能在雜交後代區分自交與雜交的植株，最好的方法是利用苗期的標誌基因。若父本有顯性的標誌基因，其雜交後代將表現這顯性的特性，而自交的植株則表現隱性的性狀。萵苣的花青素(anthocyanin)基因，深淺不同的綠色，葉形等是常用的標誌。

如果沒有特殊的苗期基因供區分親本時，可雜交不同類型的萵苣如butterhead與crisphead，則從其顏色的深度、葉形、葉質與生長方式便可容易的區分，但必須同時種植兩個親本做比較。還有某些抗病性基因如抗露菌病也是可以利用的標誌，但必須在人工接種或自然有發生病害的環境下。最後在生長後期的植株性狀包括花色與種子顏色也可以利用，但是要等很長時間植株生長至4-5個月後才能觀察去除自交植株，比較不理想。

為了減輕分別自交株與雜交株的麻煩，可以從柱頭剛開始出現即重複水洗花粉2-3次，以去除最大限度的花粉。當柱頭出現期間利用細小的噴嘴噴水一次可以洗大量的花，間歇的或繼續的洗整個花序。用這個方法通常可達到100% 雜交率，尤其進行回交試驗時特別重要，因為少數的自交植株可導致錯誤的結果。

雜交授粉最好能在溫室進行，若在室外必須考慮風、雨或昆虫等因素可能使雜交種子失掉。萵苣的花粉有黏性不易被風吹走，所以混合外來花粉的機會很小，但仍有饑餓的昆虫在萵苣花採食，根據研究其平均天然雜交率為1% 。

基因控制的雄不稔性在育種上可利用做雜交組合的母本，省略雜交前一些厭煩的除雄工作。

萵苣主要育種成就

抗病性育種，提高產量與改進品質都是一般育種的目標，歐美過去萵苣在這些改良目標及耐抽苔方面都有顯著的成就。台灣過去在萵苣引種與選種上有成功的例子，但尚無實際育種改良的成果。

一、抗病性育種

萵苣育種家過去育成抗病性品種推廣的包括露菌病(downy mildew, 美國及歐洲各國)、brown blight(美國)、萵苣嵌紋病毒病(lettuce mosaic)與Bidens mottle (美國)。Brown blight的病徵是黃化、壞疽與死亡，田裡幾乎全部的植株都會感染，Jagger(1926)從田裡選拔健康未死的植株，經進一步試驗證明高度抗病性，最早三個抗病性的Imperial品種，即由此育成。

這些Imperial品種與法國品種Blonde Lente'a Monter雜交培育成第二系列的Imperial系，對brown blight和露菌病(*Bremia lactucae*) 兩種病具有高度抗病性。但是很不幸1932年露菌病病原菌的新菌株race 5出現，原有的品種都變成感病，導致進一步的育種計劃，而育成新抗病品種如Imperial 410(1945)、Valverde(1959)、Calmar(1960)。新品種Valverde的育成(Whitaker and Leeper，1959)拯救了美國加州Lower Rio Grande的萵苣產業。新品種Calmar出來後很快的取代加州海岸地區栽培的一群Great Lakes系，這品種除抗露菌病外，也十分抗頂燒病(tipburn) 及中抗巨脈病(big vein)。一群由Calmar經再選拔或雜交所得的品種，也都對露菌病具有抗病性。此外，1991年育成的結球萵苣品種Glacier、Misty Day, 則對corky root 病(*Rhizomonas suberifaciens*)及露菌病Pathotype I 都具有抗病性。

露菌病在美國萵苣栽培地區屬偶爾發生的病害問題，但在西歐是一直有問題的病害。病原菌產生新的生理型(小種)以對抗新的抗病品種，因此形成新品

種→新菌株→新品種→的連續循環。自1925年後60年來總共育成120個萵苣品種提供抗病性對付不斷出現的病原菌新菌株(strains)。

萵苣嵌紋病毒病 (lettuce mosaic)，主要由媒介昆蟲綠桃蚜 (*Myzus persicae*) 傳染，曾經是世界主要萵苣種植區討厭且嚴重的問題，美國許多地區以強制使用健康不帶病毒的種子來防治。不同的抗病源已在美國與阿根廷檢定確認，一些抗病性品種已在歐洲育成推廣。Vanguard 75是美國的一個抗萵苣嵌紋病毒病的品種，適合加州與阿利桑那沙漠地區的晚生品種。Florida 1974是一立生萵苣品種抗嵌紋病毒病，也抗在佛州發現的另一病毒病－Bidens mottle。1992年育成的半結球萵苣Florida 202與Everglades 也是抗嵌紋病毒病的品種。

半結球萵苣的育種中心主要在歐洲，而露菌病抗病性育種是最重要的目標。育種最重要的成就，在曾就寄主與病原菌(真菌)間的關係，創立一種合理的假說之一。根據多年累積的證據，對不同病原小種(races)的抗性，是由顯性複因子單獨控制。露菌病的育種與遺傳研究，在歐洲各國進行，病原小種與抗病性都已各自鑑定。但是其結果有許多混淆的地方，使人不知道那些病原小種是相同或相異。

二、產量改進

以美國為例萵苣產量最近幾年有明顯的改進，產量提昇有幾個因素：如病虫害防治、增大葉球、栽培技術改良、提高整齊度與採收率。根據聯合國糧農組織 (FAO) 的資料 (表1)，美國萵苣平均產量的變化如下：

表1. 美國萵苣單位面積產量

Table 1. Yield per hectare of lettuce in USA

年　代	產　量(t/ha)
1961	20
1965	21
1970	22
1975	26
1980	30
1985	31
1990	35
1995	34
1997	34

FAOSTAT Database 1997.

美國萵苣每公頃平均產量1965年為21公噸，1975年26公噸，1980年30公噸，1990年增加到35公噸。品種不同是主要產量提高的原因，1960年代加州栽

培的品種主要是葉球較小較輕的Great Lakes 與Imperial系。到了1970-80年代這些品種都被R.C. Thompson 育成的Calmar、Empire、Merit、Climac 與Vanguard所取代。美國東部的萵苣，1960晚期至1970早期以G.W. Raleigh育成的品種最成功，因他將抗頂燒病與耐抽苔的性狀轉移到令人滿意的品種，因而增進萵苣的產量。這些品種如Fulton、Minetto、Ithaca、Fairton很快的取代了東部、中西部與佛州的萵苣品種Great Lakes 659、Imperial 456與Pennlake。

三、改良品質

Lactuca virosa 與栽培品種萵苣可以雜交，但其雜交種為雄不稔。R.C. Thompson 以PI 125130(*L. virosa*) 雜交另一品系(出自複雜的*L. sativa* – *L.* serriola雜交組合)，並以秋水仙精處理雜交一代，所得到的複二元体(amphidiploid)還是雄不稔，再經多次回交栽培種萵苣後恢復到二倍體，最後於1959年育成Vanguard。Vanguard有許多品質特性與其他結球萵苣品種不同，它是暗綠色、質地柔軟、平肋、有廣大的根群，少有苦味，而且成熟時品質不會很快降低。優良的品質多半來自*L. virosa* 親本。Vanguard 的質地、中肋型、特殊風味加上其具有頂燒病的抗性，使它有很高品質的評價，非早期結球萵苣可匹敵。這些優良品質性狀也在Vanguard再選拔出來的Winterhaven、Moranguard 及進一步雜交選育的Vanguard 75、Salinas 等品種上發現。Vanguard 型萵苣是美國西部現在最主要的栽培品種。另外一個重要的品質特性是抗抽苔，這是上一節所提到的一些東部品種成功的因素。

萵苣育種目標

美國農部加州Salinas農業研究站，針對結球萵苣品種與種原的培育，有很廣泛的育種計劃，該計劃有四大目標包含範圍很廣的育種目的：1)抵抗性：主要包括抗田間病害、虫害、耐鹽性、抗採收後病害等，2)改良園藝性狀：選擇對外觀品質有利表現的性狀，3)整齊度：選拔葉球形成與成熟整齊的品系，4)特殊環境的適應性：重點在西部海岸、內陸及沙漠谷地。

一、抵抗性(Resistance)

1.巨脈病(Big Vein)

巨脈病是由病毒相似的病原体引起，由一種附食根部的真菌*Olpidium brassicae* Dang 傳入植株。其病徵為葉脈透明，葉明顯硬化，植株變密叢狀，葉球形成延遲或受阻。抗病性的育種於1957年開始，曾試圖從不同的來源收集抗病性基因，其根據可能是多因子控制的低程度的抗病性存在於許多栽培品種，育種家試圖利用雜交與選拔的循環過程，繼續提升抗病性到最高點。而且在這育種進行中同時研究抗病性的遺傳與調查評

估抗病性基因在所有萵苣栽培品種的分佈。

兩個抗病性品種，Sea Green 和 Thompson，及五個抗病品系，於1981年育成推荐給種子業界。這兩個抗巨脈病品種與對照品種的比較如下表：

表2. 萵苣品種巨脈病(big vein)發病率與第一次採收率比較

Table 2. Comparison of big vein(BV)% and first harvest(Harv.)% for two cultivars selected for resistance with two moderately susceptible cultivars.

品　種	1978		1979		1980	
	BV (%)	Harv (%)	BV (%)	Harv (%)	BV (%)	Harv (%)
Thompson	12a	81a	36ab	54bc	21a	64ab
Sea Green	14a	62bc	55bc	70ab	20a	75a
Salinas	56b	58bc	71c	82a	76b	48b
Calmar	54b	30d	91d	75ab	67b	11c

採自：Ryder(1986)；Mean separation by Duncan's multiple range(1%)

2.菌核病(Sclerotinia Drop)

萵苣成株嚴重萎凋，葉片腐壞而死是菌核病的特徵，此病由病原菌*Sclerotinia sclerotiorum* 或*S. minor* 引起。田間與溫室有限的試驗顯示此病有很大差異，而且可能由遺傳控制，故須試圖集合不同來源的抗病性。

3.萵苣嵌紋病毒病(Lettuce Mosaic)

此病毒病可由種子傳帶，其比率有1-3% ，田間則由帶病毒綠桃蚜傳染。初感染出現葉脈透明，接著葉片出現斑紋及向後捲曲，葉緣增加皺褶，成株黄化，成長受阻矮小，因此不能收穫。

嵌紋病毒病的抗病性是隱性單因子控制，過去美國曾有兩個抗病品種，歐洲有數個抗病品種育成。美國目前的育種活動是培育新的抗病性品種與種原，研究遺傳連鎖關係與抗病機制等。同時研究不同環境因素影響下的病徵表現及種子傳帶病毒。

4.頂燒病(Tipburn)

頂燒病發生在收穫時期是一種生理病害，係因鈣素吸收失常不能到達邊緣的組織，而在葉球心葉邊緣有褐化部分。田間檢查員如果發現採收中的萵苣有某種程度的受害，便有權利全面停止採收。因此對栽培者而言，頂燒病是一大經濟損失。其篩選頂燒病的方法，是將生長於溫室內25℃，55% RH環境下供試萵苣，移至透明塑膠帳棚內，棚內溫度保持40℃，相對濕度90% ，並施用較高量肥料，使植株快速生長，2－3天後頂燒病徵即出現。

Calmar和Salinas是對頂燒病有高度抗病性的品種，在美國農部的研究站，後者已利用做親本雜交，並在田間選拔抗病性後代。頂燒病可在高溫培養箱內誘引發病，這個技術已進一步改善，使育種家能更有效率的進行抗病性選拔。

5.甘藍擬尺蠖(Cabbage Looper)

擬尺蠖是萵苣重要虫害，抗虫性的種原曾在野生種*L. saligna*與*L. serriola*中發現，並轉移到栽培種，但效果不好，因此昆虫在偏愛或不偏愛的植株都產卵。

6.耐鹽性(Salt Tolerance)

在沙漠生產區因鹽分的累積限制了萵苣的生產，品種間不同的耐鹽性曾被證實，將被利用於雜交選育，培育耐鹽性品種。

二、園藝性狀改良(Horticultural Improvement)

萵苣育種的兩大要點是類型與品質，類型包括顏色、葉形與質地、葉球形狀與大小、葉柄基部外觀(butt appearance)。美國萵苣育種史上有四類型的結球萵苣：(1)Imperial, (2)Great Lakes, (3)Vanguard, (4)Empire。過去20-30年當一新類型推出後，育種家便培育該類型的品種，直到有突破舊類型，育成新的品種集合各種優良的園藝性狀。

三、整齊度(Uniformity)

萵苣另一種重要育種目標是整齊度，能合乎所謂的有經濟效率的一次採收(once-over harvest)。以前萵苣同一塊田採收3-4次是很普通的操作，目前已減低到1-2次。

品種、栽培技術及採收方法三者對萵苣的產量與整齊度應有相當的影響，可惜這方面還沒有分開的研究。培育整齊度高的萵苣，其篩選方法乃測定葉球的硬度以決定成熟度，測定方法可以手壓葉球探測，也可以用X光或gamma rays 探測葉球，放射線減少愈多，葉球的密度愈高，愈成熟。

整齊度是萵苣一項產量構成因素，第一次採刈的產量非常重要，不但有關市場價格亦影響運銷者做第二次採收的決定。相反的有高的第一次採收並不表示整齊度高，因為有些運銷者為了要保持品質獲得高價格，當田間25-30% 成熟時即採收，而有些人則等到大部分葉球成熟才採收，後者會犧牲一點品質，減低原可獲得的價錢，但減少採收成本。

四、特殊環境的適應性

美國萵苣全年可以栽培，地區由北向南，無論土壤、溫度、光照、日長、水質、相對濕度都有很大變異。因此第四育種目標是育成品種適應特別季節與地區。這目標必須於每一地區與季節從F_2、F_3 世代開始選拔，其他可採取的方法是培育有廣大適應力的品種，必須評估篩選所有每世代選拔的材料於每一有興趣的地區。有些過去育成的品種就有廣闊的適應力如Great Lakes 659。

五、其他地區的育種目標

美國東北部與中西部的萵苣一般種植在腐植土(muck soil)及相對高溫環境下，整齊度沒有西部重要，但抗抽苔性是重要的育種目標。北歐萵苣育種有另外不同育種目標。最普遍的萵苣是半結球型(Butterhead)。如英國、荷蘭、法國栽培地區、夏長冬短、雨霧多溫度低，露菌病是一最重要的問題。因此幾乎所有的育種計劃，露菌病的抗病性是最主要的目標。育種計劃相當複雜，包括育成抗病品種抵抗現有病原小種，新的致病性病原小種取代現有病原小種，尋找新的抗病性來源，育成新的抗病性品種等等過程。

歐洲半結球萵苣冬天是種植在溫室內或依賴從地中海地區進口，另一主要育種目標是育成適合冬季逆境生長的萵苣品種，包括短日、不良光照、減低溫度節省能源等問題。

六、潛在的育種目標

除了上述廣泛的育種目標外，下面三點是有需要研究的潛在範圍：

1.營養價值：不同變異的營養成分存在於不同萵苣種類，但同種類不同品種間的差異較小，因此有可能增加結球萵苣的營養價值須經由其他種類雜交，然後從其分離後代選拔，但必須建立適當的篩選方法。

2.能量的效率：萵苣需要很多的能量投入換取相對少量的生產，以目前加州西部的栽培模式估算，全部能量投入為8億Kcal/acre，包括機械、燃料、肥料、灌溉、殺虫劑等，生產出來的只有1.7億Kcal/acre。藉著育成較大有效率的根群、改良植株結構樣式、或選拔改進的生化途徑等，有可能縮小萵苣能量投入與生產的差異。

3.不結球萵苣的育種：美國萵苣的利用偏重結球萵苣，近年來消費者也增加對其他種類的喜愛，將有利刺激其他種類品種，以育成具抵抗性、適應性、適於運輸及其他已存在於結球萵苣的改良性狀的品種。

台灣萵苣育種的特殊目標

萵苣非常適合台灣春、秋、冬三季栽培，因此從各國引進的品種，經過適應性評估即可篩選優良的品種。台灣若要做萵苣育種，其目標應是耐熱性的品種。萵苣在高溫下容易早抽苔與發生頂燒病，最好能從地中海熱帶地區收集野生耐熱種原，並以晚抽苔抗頂燒病為改良目標，育成適合台灣晚春或夏季栽培的耐熱品種。

所有育種目標的完成，部分須經由充分利用引進的種原，惟大部分種原尚未依可利用的基因分類。按Robinson等(1983)報告，59種基因已經由萵苣與相關野生種中鑑定，這些基因中一些已經用於育種或有潛力用於將來的育種(參考表3).

表3 萵苣遺傳性狀及其基因

Table 3. Simply inherited characters in lettuce and their gene symbols[a]

Preferred symbol	Character description	Reference
Seed, leaf, and bolting characteristics		
C, G	Anthocyanin formation; controls presence of red color[b]	Thompson, 1938
R, R^{s}, R^{bs}, R^{t}	Anthocyanim distribution (pattern) controlled by an allelic series[c]	Lindqvist,1960; Thompson, 1938
Sc	Scallop leaf margin	Ryder, 1965
t	Slow seedstalk formation; bolting resistance	Bremer and Grana, 1935
u, u^{a}	Leaf lobing; allelic series[d]	Durst,1930; Whitaker, 1950
w	White seed; W confers black seed color	Durst, 1930
y	Yellow seed; w epistatic to y	Thompson, 1943
Male sterility		
ms-4, Ms-5	Male sterile, genetic[e]	Ryder, 1963
ms-6	Male sterile, genetic	Ryder, 1967
Disease resistances		
bi	Bidens mottle virus resistance	Zitter and Guzman, 1977
Dm-X	Downy mildew resistance[f]	Johnson et.al., 1977; 1978; Zink and Duffus, 1970
mo	Lettuce mosaic virus resistance	Ryder, 1970
Nl-1, Nl-2	Non-lethal reaction to virulent lettuce mosaic strain	Zink et al., 1973
Pm	Powdery mildew resistance	Whitaker and Pryor, 1941
Tu	Turnip mosaic virus resistance	Zink and Duffus, 1970

a. Adapted from Robinson et al 1983

b. Complementary factors; both present in domnant form(C/-, G/-) results in anthocyanin formation. G formerly designated as T.

c. R, full red; R^{s}, spotted; R^{bs}, red-brown spotting; R^{t} tinged with red.

d. u, lobed; u^{o}, oak leaf; U, non-lobed.

e. Act together to give 13:3 ratio in F_2.

f. X= 1, 2, 3, 4, 5, or 10; identified alleles for resistance.

育種與選拔技術

萵苣育種與選拔技術依選拔的性狀而定，單因子控制的性狀可以在控制的環境如溫室、實驗室或生長箱進行選拔；較複雜的性狀需要較複雜的技術，如在溫室與田間的評估分別或同時進行。

一、單因子性狀

1.萵苣嵌紋病毒病(Lettuce Mosaic)

(1) 回交法(backcross method) 選擇抗病性的野生種與已經適應但感病的栽培品種雜交，利用回交技術F_1回交輪迴親本，並且重複回交數代。若是一顯性因子，適當的親本很容易從每一後代選擇，假如所要的是隱性因子，只有一半帶有所要的因子，則回交可盲目的選擇多點植株以確保能轉移其因子，但比較保險的方法，乃種植F_2世代，從分離後代選擇合意的親本株。例如轉移嵌紋病毒病抗病性，須要在分離後代接種，選擇抗病的植株供做繼續回交。回交2-4次後，種植後代於田裡，從抗病分離後代再選拔可以接受的園藝性狀。如此則可淘汰不結球、結球不良、過多吸芽、不良葉形等植株。

(2) 譜系法(pedigree method) 譜系法與回交法可同時進行，於F_2或BC_2F_2世代後裔集團中選拔抗病植株種植田裡，並選擇改良的園藝性狀。

(3) 病毒接種：田間不適於嵌紋病毒接種，故接種都在溫室進行。大數量植株機械接種不可靠而且費時，故現在採用媒介昆虫接種。綠桃蚜(green peach aphids)移植到感病植株，然後再移轉到健康苗。蚜虫不是持續性寄主，病毒在昆蟲口中經吸食機械性的傳給健康苗。接種後病徵約於10-14天後出現在感病的植株，沒有病徵的植株可能是抗病的或逃脫的，抗病植株會出現溫和"抗病病徵"。

2.露菌病(Downy Mildew)

萵苣露菌病抗病育種的計劃有下列特色：(1)抗病性是對特定的病原小種，抗病的表現型很容易鑑定；(2)病原菌需要相對低溫高濕環境才能發病，人工接種必須控制溫度與濕度，最好在溫室(冬季)或生長控制室進行；(3)北歐萵苣露菌病經常是一個討厭麻煩的問題，抗病性育種還要針對有地區性、時間性的病原小種，甚至要去發現並克服新病原小種。此病原菌很有侵略性又是有性繁殖，面對育種家育成抗病性品種的挑戰，不斷產生有遺

傳性、致病性的新型病原小種對抗新的抗病品種。育成抗病性更廣闊、病原小種沒有特別選擇性的品種，將可產生比現有的更穩定的抗病性，這是新的育種策略。

二、複因子性狀

當一個性狀的遺傳基礎不清楚或複雜時，育種與選拔方法就比較不正確而需要更多的時間與過程。下面是一些複因子性狀的育種技術：

1. 巨脈病(Big Vein)

巨脈病發生於低溫時萵苣種植在較濕而黏重的土壤，品種間有些差異，而這差異部分是可經遺傳的。在田間這差異於春季氣溫冷時某些土壤特別明顯。冬季溫室不加熱處理技術，得以進行育種與遺傳研究。自然接種發生在田裡與溫室，若土壤不消毒燻蒸。更確時的接種技術是用無土栽培、控制溫度、及用定量的*O. brassicae* 游動孢子接種。

2. 抗虫性(Insect Resistance)

抗虫育種是一複雜的因素，不像病原体昆虫能獨自移動選擇產卵與覓食的地方。抗虫性基於產卵或幼虫的不偏愛(non-preference)假設昆虫將放棄棲息，如果偏愛的寄主不存在。但事實上無論偏愛寄主存在與否很多昆虫選擇不偏愛寄主。擬尺蠖抗虫性育種的技術可從野生種*L. saligna* 篩選幼虫不偏愛性而從*L. serriola* 篩選不偏愛性產卵。

飼養第一齡幼虫於小箱內，放各一片完整的葉片，包括不抗虫對照Prizehead和*L. saligna*。5天以後幼虫數目不超過對照五分之一，即選做為有抗虫潛力者，並再做測試，第二次試驗時，那些沒有超過五分之一的即選做育種材料。另外*L. serriola*植株與對照品種Prizehead 和Great Lakes在網室內隨機安排種植3行區，晚間釋放210對已交配過的蛾，第三天早晨數算卵數，比對照品種的平均卵數少30% 以上的植株即選做育種用。抗虫的植株與適應的栽培種雜交，抗虫的F_1自交產生F_2以固定抗虫性，然後回交恢復原來有的優良園藝性狀。

三、田間評估性狀與技術

1. 田間評估性狀包括：外面顏色、內部顏色、外葉數與大小、球形、葉質地、葉緣型、硬度、頂葉排列狀、莖長、莖寬、中肋突出狀、葉基顏色、內葉排列、葉型等。

2.田間性狀選拔的輕重點，乃根據育種家的個性、生產者與購買者的喜好、包裝運輸的限制及其他規範等，很多性狀都是育種家主觀評估，如顏色、葉球形態、球框大小形狀(包括：葉、球葉)等，都是一瞥即評定首次的接受度。

3.上述性狀接受後，再評定葉球硬度，以手壓著葉球頂部與四週來判斷，選取的植株，以有色支柱標識。下一步驟是檢查葉球內部，通常用刀在葉球適當角度切兩刀橫過頂部深約7-8公分，用這四分之一球挑開檢查。

4.F_3及以後的後裔世代，系行的性狀比單株重要，原則上整齊度及頂燒病和巨脈病的比例為觀察重點。育種家選擇系行依據最高比例：(1)硬葉球，(2)形狀良好的葉球，(3)葉球有可接受的葉框、外包葉及葉片分佈。換句話說選擇系行最高比例相似的葉球外表與發育。

5.性狀最一致的系行選出後，再從同一系行選擇最好單株，直到F_6或F_7世代。這時可以混合剩餘的種子供下季田間試驗，也可以再從這些系行混合選種。田間試驗有時可提早於F_4世代混合單株選種部分種子同時進行。

四、生物技術的應用

生物技術應用在萵苣育種上，包括有細胞或組織培養、原生質融合、小孢子或單倍体培育、DNA重組合、基因轉殖等。這些技術提供(1)增加變異，有些變異育種上非常有用，(2)新的快速增加群体數目的方法，(3)取用野生種的變異性狀，轉殖到栽培品種上。生物技術的應用，可提高育種效率，縮短育種時間。

美國農部萵苣育種計劃

多年來美國農部有兩個萵苣育種計劃，一在Imperial Valley 由I.C. Jagger(1922)首先開始，後來由T.W. Whitaker與G.W. Bohn 接續。另一在Beltsville, Maryland後來移至Salinas, 由R.C. Thompson(1938)開始，繼之者有E.J. Ryder(1957)與J.D. McCreight(1977)。

早期兩個計劃的基本材料來自本地老的栽培品種及來自歐洲，還有種原來自*L. sativa*及相關野生種*L. serriola, L. virosa*與*L. saligna*。從這些材料培育了許多品系，而大部分的栽培品種即這些品系改良育成。自1920年代後期開始至1981年，美國農部共育出7個品種、14育種品系，鑑定命名21個遺傳基因和3個連鎖群。這個計劃的重要紀事如表4。

表4. 美國農部萵苣育種計劃摘要

Table 4. Summary of overall lettuce-breeding program at USDA research station, Salinas, California[c].

Year	Program beginning[a]	Cultivar output	Genes and linkages identified[b]
1957	Big vein, horticultural improvement, uniformity		
1958	Genetics	Vanguard, Climax, Golden State A, B, C, D	
1959	Lettuce mosaic		
1960			
1961			
1962		Francisco	
1963	Linkage		*ms-4, Ms-5, sh*
1964			
1965			*Sc, fr, sn, ct, cr*
1966	Specific adaptation		
1967			*ms-6*
1968			
1969			
1970	Quantitative inheritance		*mo*
1971	Tipburn		Ms-7, go, vi, pa, ab, pl
1972		Monterey	
1973			
1974		Portage	
1975		Salinas, Vanguard 75	fr/w, fr/ms-6, vi/w, en, cd, al-1, al-2, al-3
1976			
1977	Sclerotinia		
1978			
1979	Downy mildew		
1980	Corky root rot		
1981	Root aphid, infectious yellows	Thompson, Sea Green	

a. Material input：R.C. Thompson materials followed by continuous input of cultivars,PI lines, breeding lines.

b. See Robinson *et al.*(1983)

c. Adapted from Ryder(1986)

萵苣嵌紋病毒病抗病性育種範例

嵌紋病毒病抗病性育種的例子，可以說明一個主要目標育種的方法、程序和其複雜性(圖2)

1950年代萵苣嵌紋病毒病為害嚴重，是一世界性共同的病害問題，為了防止其漫延，首先採取的措施由地方法令規定Salinas Valley 種植萵苣種子傳帶病毒必須低於≦0.1% ，後來演變成標準規定30,000粒種子檢試零感染。標示種子感染率已成為種子公司及後來農民協會的常規操作，對控制病毒病非常成功。

抗病性育種於1959年開始，首先尋找抗病性的來源。1962年發現三個農部引種品種：PI251245、PI251246和PI251247為抗病，這些都來自埃及。PI251245與PI251246各與一結球萵苣品系雜交，後者的後代選拔到F_3就放棄了。Crisphead x PI251245選拔到F_6，可是沒有發現有抗病性與好的結球性狀。因此F_1與抗病性F_2、F_4、F_5、F_6分離子代分別與三個結球萵苣品種Great Lakes 118、Calmar、Vanguard 回交。與Vanguard 回交六次，每次回交均從前次回交的F_2 選擇抗病子代，BC_6後又完成兩次混合選種，最後BC_6F_3的種子釋出而成Vanguard75品種。Great Lakes 118與Calmar的回交進行到BC_6F_2與BC_7F_2，但沒有育成好的園藝性狀型。

1966年開始，將溫室病毒病抗性育種的材料移至田間，供譜系選拔改良園藝性狀，間隔利用一些品系當做抗病親本與感病優良品系雜交，而育成Monterey(1972)與Salinas(1975)二品種。回交Salinas的計劃仍然進行，最終目標是育成抗嵌紋病毒病的Salinas 取代舊品種。

育種過程中同時進行一系列的基礎研究，包括遺傳、連鎖關係、種子傳帶病毒、及環境對抗病性的影響。

田 間 技 術

育種材料田間種植方法應儘量與商業栽培管理相同，加州地區萵苣通常種植二行在 100cm 寬的高畦，用加膜(coated)的種子以機械播種。萵苣是要灌溉的作物，播種後用噴灌，間苗後改溝灌。肥料施用以氮磷肥為主。育種試驗一般採單行或雙行畦，距離 70 公分，株距 25 公分，單行區較容易調查，特別適合早世代的材料，不過兩行區系統是商業栽培採用的種法。

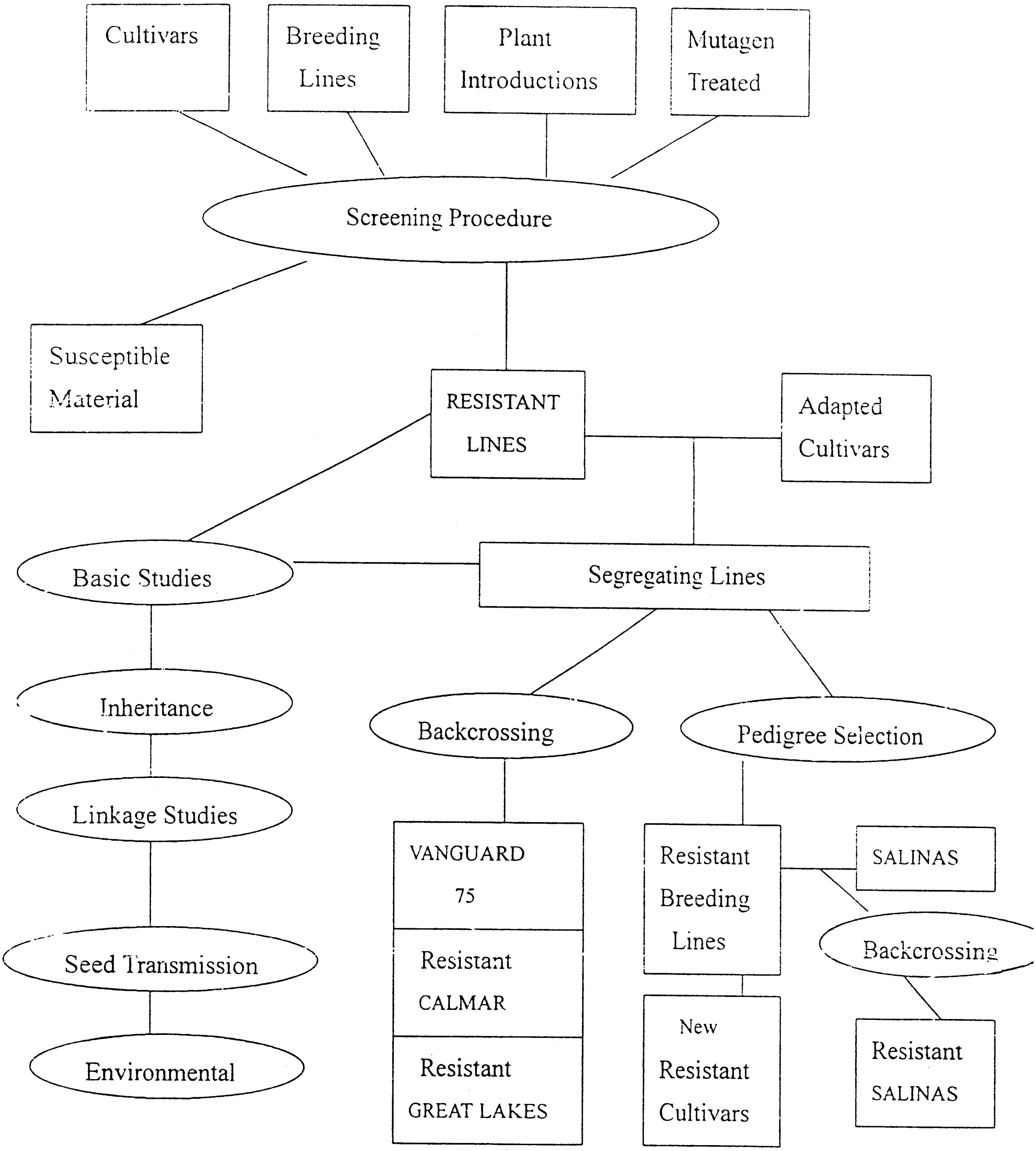

圖2.萵苣抗嵌紋病毒病育種流程 (來源：Ryder 1986)

Fig 2. Flowchart showing progress of breeding program for lettuce mosaic resistance.

Rounded boxes show procedures; rectangles show materials used.

快速評估是特別重要的，因為萵苣適當成熟期間很短，未成熟或過熟的葉球都不適合正確的評估顏色、大小、球形或頂燒病反應。在田間試區管理方面，雜草用殺草劑防除，適當噴藥防治蚜虫、擬尺蠖、金針虫等虫害，偶爾也用殺菌劑防治偶發病害問題。溫室主要虫害有紅蜘蛛、粉蝨、蚜虫等，通常每週噴藥一次。

高級品系的田間試驗

培育萵苣品系以適應特殊環境，一年可種植三季選拔：春季、夏季、晚夏。到了F_5、F_6、F_7世代後，有希望的品系可放入翌年的田間試驗。參與的品系數4-48，試驗早期品系數較多，晚期減少至核心數目，以便重複試驗較廣泛的環境。重複次數1至4次，與參試品系數相反，即品系數多，重複次數少。

田間試驗的目的是測定產量，評估園藝性狀與適應能力。產量估定相當複雜，因為萵苣的植株有的可以收穫有的不能收穫。不能收穫的植株包括有(1)病害株，(2)異型株，(3)晚發芽無結球株，(4)自然受損株等。可採收植株又包括(1)過熟株必須拋棄的，(2)形狀好的成熟株，(3)未成熟株，(4)拙劣成形株等。在可收穫種類植株百分比而真正採收的就是產量估算。第一次採刈百分比是早熟與整齊程度的指標，但受貨主及市場狀態的影響，因此萵苣的產量有一定的變異，也受生物環境以外因素的左右。

園藝性狀的評估與品系間的比較，廣泛的講包括大小、顏色、早熟度、葉球形狀、外葉包球、中肋特性及內部性狀如莖長、內葉顏色等，品系對一般環境適應性反應，如果反應不良，葉球不是太小或太大，就是遇有熱的氣候即抽苔或發生頂燒病，不然就表現在可以收穫葉球的數量上。

高級品系試驗也可以在田間檢定抗病性，例如巨脈病每年春季試驗自然發病情形很可靠，根據葉脈透明度與其他病徵即可檢定。高級品系試驗的目的是決定有否好的品系可以推出。經過早期淘汰留下來的品系，經常保留在試驗中五年，有廣泛適應性的品系，經過不同環境的重複試驗，育種家可預測某種環境下那一個品系的表現會最好。新品種Salinas 育成及田間試驗程序的例子請參考表5。

新品種育成推出的最後程序是種子生產，生產的種子一部分供給大面積的試作，一部分供給有資格的種子公司。利用種子生產的機會，估定有否種子生產上問題，通常問題很少發生於萵苣。過去幾乎所有的萵苣品種的育成與釋出，均由公家機構負責，私人種子公司多半從事由現存品種的選種。

表5. 萵苣新品種Salinas之育成過程

Table 5. Breeding, Selection, and Trial Sequence Leading to Release of Salinas

Phase	Year	Parents and selections	Comment
Breeding	1962	Calmar 8830	8830:*L. virosa*-derived breeding line
	1966	66-93	F_4, selected 10 plants
	1967	67-345(66-93-8)	F_5, selected 10 plnats
Selection and testing	1968	66-93-2,-8,-9	Trial of parent lines
	1969	66-93-2,-8,-9	Trial of parent lines
	1970	66-93-2,-8,-9;67-345-1, 2,-4,-5,-6,-7,-8,-9,-10	Three trials; parent lines and selections; selection among 67-345 lines
Testing	1971	67-345-7	Found to be tipburn free in mechanical-harvest trial
		67-345-7 sublines	Summer trial to test for tip-burn resistance
	1972	67-345-7 sublines	Seven trials, evaluated for tipburn and yield
	1973	67-345-7 sublines	Nine trials
	1974	67-345-7-6	Twelve trials plus eight trials by grower
Release	1975	Salinas	

參考文獻

1.何康、劉瑞龍 1990 中國農業百科全書 蔬菜卷 農業出版社 北京 中國

2.王 素 、王德檳 胡是麟 1993 常用蔬菜品種大全 北京出版社 北京 中國

3.鍾維榮 1991 萵苣育種程序及實施方法 蔬菜作物育種程序及實施方法 台灣省農林廳編印 pp. 124-130.

4.Bonnier, F.J.M., Reinink, K. and Groenwold, R. 1992. New sources of major gene resistance in Lactuca to *Bremia lactucae*. Euphytica. 61(3):203-211.

5.Bos, L., and Huijberts. 1990. Screening for resistance to big-vein disease of lelttuce (*Lactuca sativa*). Crop Protection. 9:446-452

6.Crute, I.R. 1992. The role of resistance breeding in the integrated control of downy mildew (*Bremia lactucae*) in protected lettuce. Euphytica. 63(1-2):95-102.

7.De Vries, I.M. 1997. Origin and domestication of *Lactuca sativa* L.Genetic Resource and Crop Evolution 44(2):165-174

8.De Vries, I.M. 1990. Crossing experiments of lettuce cultivars and species *(Lactuca sect.* Lactua, Compositae). Plant Syotematics Evolution. 171(1-4):233-248.

9.Matsumoto, E. 1991. Interspecific somatic hybridization between lettuce *(Lactuca sativa)* and wild species L. virosa. Plant Cell Report. 9(10):531-534.

10.Nagata, R.T. and Stratton, M.L. 1994. Development of an objective test for tipburn evaluation. Proceedings Florida State Hort. Society. No. 107:99-101.

11.Pearson, O.H. 1962 A simplified method for emasculating lettuce flowers. Veg. Imp. Newsl. 4, 6.

12 Robinson, R.W., McCreight, J.D., and Ryder, E.J. 1983. The genes of lettuce and closely related species. Plant Breed. Rev. I, 267-294.

13 Ryder, E.J. 1995. Big-vein resistance in lettuce: identifing, selection, and testing resistant cultivars and breeding lines. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 120(5):741-746.

14.Ryder, E.J. and Waycott. W. 1994. Crisphead lettuce resistant to corky rot: cultivars Glacier and Misty Day and 16 resistant breeding lines. HortiScience. 29(4):335-336.

15.Ryder, E.J. 1992. Lettuce genetics: inheritance, linkage, and epistasis. J.Amer. Soc. Hort. Sci. 117(3):504-507.

16.Ryder, E.J. 1986. Lettuce breeding. In: Breeding vegetable crops. Bassett, M.J. (ed.) AVI., Westport, Connecticut. pp. 433-474.

17.Ryder, E.J. 1982. Genetic studies in lettuce. HortScience. 17(3II):504.

18.Ryder, E.J. 1981. “Sea Green” lettuce. HortScience. 16:571-572

19. Ryder, E.J. 1981. “Thompson” lettuce. HortScience. 16:687-688

20.Ryder, E.J., and Whitaker, T.W. 1980. The lettuce industry in California:A quarter century of change, 1954-1979. Hort. Rev. 2:164-207.

21.Ryder, E.J. 1979 “Salinas” lettuce. HortScience 14:283.

22.Ryder, E.J., 1979 “Vangard 75” lettuce. HortScience 14:284-285.

23.Ryder, E.J. 1976 The nature of resistance to lettuce mosaic. In:Proceeds. Of the Eucarpia Meeting on Leafy Vegetables, Wageningen, Holland, 15-18 March 1976. Pp. 110-118.

24.Stratton, M. L. and Nagata, R.T. 1993. Preliminary determination of parameters to develop and objective procedure for assessing tipburn in lettuce. Proceeds Florid State Hort. Soc. No. 106: 157-159.

25.Whitaker, T.W., and Mc Creight, J.D. 1980 “Centennial” lettuce. HortScience. 15(4):532-533.